第38卷 第2期
2021年3月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 38 No. 2
Mar. 2021

红砂幼苗生长及根系形态特征对干旱-复水的响应

杨彪生， 单立山， 马 静， 解婷婷， 杨 洁， 韦昌林

（甘肃农业大学林学院，甘肃 兰州 730070）

摘 要：植物对干旱的适应能力不仅包括干旱胁迫期间的抗旱能力，也包括复水之后的恢复能力，因此，开展干旱复水条件下植物幼苗生长及根系形态特征变化规律的研究，对揭示植物抗旱生理机制具有重要意义。通过盆栽控水进行干旱胁迫和复水处理，测定了干旱-复水条件下红砂幼苗基径、株高、生物量以及根系形态指标，分析了其生长、生物量分配及根系形态特征对干旱-复水的响应。结果表明：(1) 与适宜水分相比，干旱胁迫下红砂幼苗基径和株高相对增量以及地上、地下和总生物量显著减小(P<0.01)，各干旱胁迫下红砂幼苗基径相对增量随时间增加呈现减小的变化趋势；复水后中度和重度胁迫处理下红砂幼苗基径和株高相对增量较大，表明红砂幼苗在较严重的干旱胁迫下复水时，其地上部分恢复生长更快；(2) 与适宜水分相比，干旱胁迫下红砂幼苗比根长显著增加(P<0.01)，表明红砂幼苗可通过根系伸长生长以适应干旱胁迫；复水后重度干旱胁迫处理下红砂幼苗总根长、根表面积和总根体积减小，而红砂幼苗根系直径显著增加(P<0.01)，表明红砂幼苗在重度胁迫处理下根系恢复力减弱。综上所述，干旱胁迫期间红砂幼苗通过加快基径和根系的生长储存更多物质来应对胁迫环境，从而表现出较强的抵抗力；复水后红砂幼苗通过加快地上部分生长和根系直径与比根长的增大来恢复生长，有助于提高其较强的恢复能力。

关键词：红砂；干旱胁迫；复水；生长发育；根系形态

近年来，随着全球变暖，干旱发生越来越普遍，长期干旱不仅限制了植物的生长与发育，甚至会造成植物死亡[1-3]。干旱缺水作为植物生长与发育及根系形态结构变化的重要限制因子，严重影响着植物生长发育与植被分布，在植物整个生命活动过程中发挥着不可替代的作用[4]。植物对干旱的适应能力不仅表现在干旱胁迫过程当中，在胁迫复水后植物的形态、生理等指标能否基本恢复也是对植物逆境适应的重要体现[5]，同时也是评价植物耐旱的重要方面。而随着干旱发生的频度不断增加，导致植物在生长发育期间干旱及复水现象出现周期性发生，因此，开展干旱胁迫和复水后植物生长及恢复能力的研究对植物应对逆境胁迫环境及生长机制具有重要意义。

干旱和复水在生产上往往是连续的，在干旱-复水过程中植物的抗旱能力和恢复能力均存在明显差异[6]。大量研究表明，植物在持续干旱下会将更多的光和产物分配至根系，提高根系生物量，复水后植株快速恢复正常生理功能[7-8]；在干旱胁迫前期植物通过渗透调节物质的变化来适应干旱环境，复水后，植物通过各种酶的恢复来应对干旱条件[9-10]；且植物在受到一定干旱胁迫后进行复水处理，其生理指标能基本恢复到正常水平[11]。也有学者研究指出，在干旱和复水过程中同一植物的不同品种的抗旱能力和恢复能力存在明显差异[12]，植物在复水后对环境的适应方式是在胁迫解除后存在补偿效应[13]。然而，对干旱-复水下植物适应能力的研究以往主要集中于作物[14-15]。对于荒漠植物而言，其干旱适应能力不仅表现在干旱胁迫期间的抗旱能力，更重要的是体现其干旱胁迫之后的恢复能

收稿日期：2020-06-16； **修订日期：**2020-08-23
基金项目：国家自然科学基金(31560135)；甘肃农业大学学科建设专项(GAU-XKJS-2018-104)；甘肃省重点研发计划项目(17YF1WA161)；甘肃省林业科技创新与国际合作资金(GLC2019-418-8)；对发展中国家常规性科技援助项目(KY202002011)；甘肃省科技创新基地与人才计划(17JR7WA018)
作者简介：杨彪生(1995-)，男，硕士研究生，研究方向为生态修复. E-mail: 990640315@qq.com
通讯作者：单立山. E-mail: shanls@gsau.edu.cn

力，但以往关于荒漠植物的研究主要集中于干旱胁迫期间植物的抗旱能力[16]，而对其干旱-复水条件下植物抗旱和恢复能力相结合的研究相对较少。因此，开展荒漠地区干旱胁迫对植物幼苗生长、生物量分配及根系形态特征以及复水后植物恢复能力的研究，能为全面认识荒漠植物的干旱适应能力提供重要的理论依据。

红砂（*Reaumuria soongorica*）是一种超旱生小灌木，有极强的抗旱、耐盐碱和固沙能力[17-18]，属于荒漠地区典型的建群种，其对于干旱地区生态重塑和植物恢复具有积极的作用[19]。以往的研究重点集中在红砂抗旱能力方面，如种培芳等[20]研究发现红砂在极干旱条件下通过降低蒸腾、提高水分利用率等途径来提高对环境的适应性；周生荟等[21]通过对红砂的气体交换和叶绿素荧光参数的日变化的测定来反应红砂干旱胁迫下的光保护机制，表明红砂在干旱期间采取了依赖于叶黄素循环的热能耗散和PSⅡ反应中心可逆失活2种光抑制的保护机制来度过干旱维持生存。然而，红砂作为荒漠地区一种复苏植物[22]，对干旱环境的适应能力不仅包括其抗旱的能力，也包括其恢复能力。本文以2 a生超旱生植物红砂为研究对象，设置不同水分胁迫梯度，通过测定干旱-复水条件下红砂幼苗基径、株高、生物量以及根系形态指标，比较其差异性，以全面理解干旱-复水条件下红砂幼苗的适应机制，为进一步有效地防止红砂灌丛退化以及荒漠区人工植被恢复提供理论指导和科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料培养

供试苗木于2019年4月在甘肃省白银市景泰县红砂自然分布的山前戈壁区域，选取具有代表性、大小均一约2 a龄的红砂幼苗数株带回甘肃农业大学校内试验地移栽至花盆中，每盆栽植幼苗1颗，盆上径30 cm，下径18 cm，高38 cm。移栽时幼苗高（12.35±2.12 cm），基径（2.87±0.94）cm，每盆装土10 kg。供试土壤均采用黄土、蛭石、珍珠岩的比例为8:1:1的混合物质。待幼苗生长成活后，在2019年6月对幼苗进行抗旱试验，届时不再每天进行灌溉，在7月6日进行不同程度的干旱胁迫处理，每天18:00通过人工称重补水的方式使得各处理土壤含水量符合设置要求。所有植株均放置在透光和通风良好的遮雨棚下，遮雨棚为透光材料，仅供遮雨使用，其光照和通风情况不受影响，遮雨棚周围无遮挡物，植物受光照充足均匀。

1.2 试验设计

本试验采用盆栽控水法，设置适宜水分（AD）、轻度胁迫（MD）、中度胁迫（SD）和重度胁迫（VSD）4个处理，即田间持水量（17.41%）的80%、60%、40%和20%，土壤含水量分别为13.93%、10.45%、6.97%和3.45%。整个试验设置共计144盆植株，以探讨红砂幼苗在干旱-复水条件下红砂幼苗生长发育及根系形态特征的动态变化情况，在进行干旱胁迫处理（7月6日）前，取3盆幼苗作为本底值。干旱胁迫处理后每隔15 d，即7月22日（15 d）、8月6日（30 d）、8月21日（45 d）和9月4日（60 d）各取样一次，之后进行15 d复水处理，9月19日（复水15 d）对各处理复水的幼苗进行了取样，各胁迫处理每次取3盆（3个重复）样品。

1.3 样品采集和指标测定

取样前对红砂幼苗基径和株高进行测定，取样时将地上与地下根系分开，植物根系整体从花盆中取出，用保鲜膜将根系包好防止失水，迅速带至实验室进行清洗，在实验室将其幼苗根系用于形态指标测定，最后将分离出的叶、茎、粗根和细根置于烘箱120 ℃杀青30 min后，调至80 ℃烘干至恒重。

1.3.1 基径和株高的测定　取样前对植株生长指标基径、株高进行测定，基径用游标卡尺测定，株高用卷尺进行测定，采用以下公式来计算基径和株高的相对增量，

$$R_i = \frac{b_i - b_{i-1}}{b_{i-1}} \tag{1}$$

式中：R_i是采样日直径（mm）或高度（cm）的相对增量，b_i是采样日直径或高度，b_{i-1}是前一个采样日直径或高度。

1.3.2 根系特征指标测定　在每次取样时，将植株根系整体从花盆中取出，将含有根系的土壤置于小水桶清洗并过滤，将取得的根系分别装入信封并标记。取回的根样用0.5%的甲基蓝染色12 h，之后用根系分析软件（Win-RhIZO 2008a，Régent Instruments Inc.，Québec，Canada）得到红砂幼苗根系的形态特征，如总根长、根表面积、根系直径等。将分析后的根系置于75 ℃烘箱烘至恒重，对植物的根系来说，其根长与干重的比值即为比根长。红砂根系的比

根长、比表面积参数计算公式如下：

$$比根长(cm\cdot g^{-1})=\frac{根长(cm)}{生物量(g)} \quad (2)$$

$$比表面积\left(cm^2\cdot g^{-1}\right)=\frac{表面积(cm^2)}{生物量(g)} \quad (3)$$

1.4　数据分析

采用SPSS 25.0软件对数据进行处理和统计分析，采用双因素对红砂幼苗植株受胁迫程度、胁迫时间及其交互影响下其生物量和根系形态的变化情况进行方差分析；采用单因素对相同胁迫程度不同胁迫时间和相同胁迫时间不同胁迫程度下植株生物量和根系形态的变化情况进行单因素方差分析，并运用Duncan检验法进行多重比较。采用Origin 2018进行图件制作，各图中的数值均为平均值±标准误差。

2　结果与分析

2.1　干旱-复水条件下红砂幼苗基径和株高相对增量变化特征

从表1可以看出，胁迫程度与胁迫时间对红砂幼苗基径相对增量影响极显著($P<0.01$)，两者的交互作用对红砂幼苗基径和株高相对增量均无显著影响($P>0.05$)。由图1可知，随胁迫时间的增加，各胁迫处理下红砂幼苗基径相对增量整体呈现减小的变化趋势，干旱胁迫到60 d时达到最小值，而株高相对增量随胁迫时间的增加呈现先增大后减小的变化趋势；重度胁迫处理下随胁迫时间的增加基径和株高的相对增量均低于适宜水分处理；各胁迫处理下株高相对增量在胁迫期间上均表现为AD>MD>SD>VSD，且在45 d时株高相对增量达到最大值。

复水后，轻度胁迫处理下红砂幼苗基径相对增量显著($P<0.05$)，中度和重度胁迫处理下红砂幼苗株高相对增量极显著($P<0.01$)；且中度和重度胁迫处理下基径和株高相对增量均高于适宜水分处理，即相对严重干旱胁迫下复水红砂幼苗基径和株高相对增量增加较大，且株高相对增量的增幅更大。

2.2　干旱-复水条件下红砂幼苗生物量及根冠比的变化特征

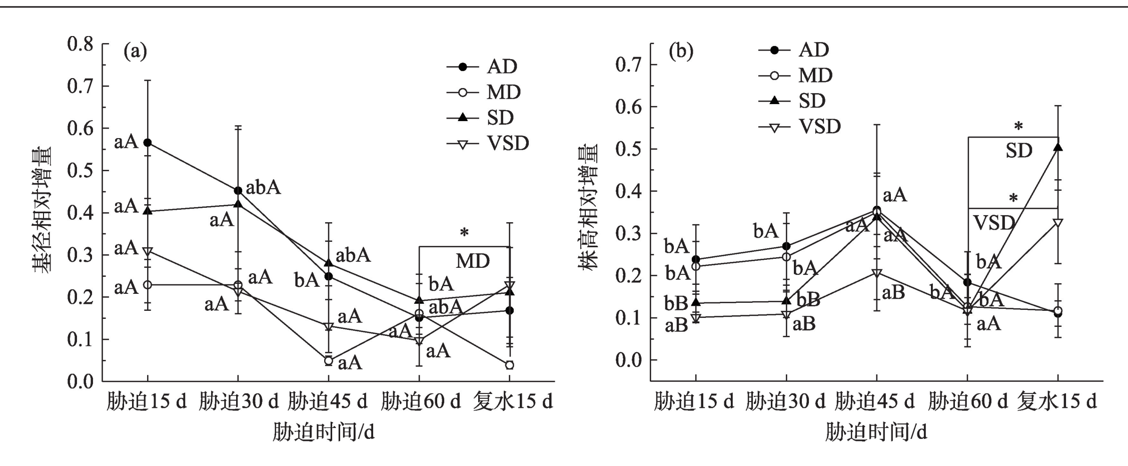
胁迫程度对红砂幼苗地上生物量、地下生物量和总生物量影响极显著($P<0.01$)，但胁迫时间对其无显著影响($P>0.05$)；而两者的交互作用对红砂幼苗地上生物量和总生物量影响极显著($P<0.01$)，对其地下生物量影响显著($P<0.05$)(表1)。由图2可知，在0～60 d胁迫过程中，轻度和中度胁迫处理下红砂幼苗地上、地下和总生物量整体呈现增大趋势，在胁迫60 d时达到最大，较本底值分别增加284.87%、656.55%、372.67%和138.18%、494.71%、222.41%，重度胁迫处理下呈先增大后减小的趋势，短时间的重度胁迫(15 d)其生物量均呈现增加趋

表1　干旱胁迫程度和胁迫时间对红砂幼苗基径和株高相对增量、生物量和根系生长指标的双因素方差分析(*F*值)

Tab. 1　Two-factor variance analysis of drought stress degree and stress time on basal diameter and relative increment of plant height, biomass and root growth index of *Reaumuria soongorica* seedlings (*F* value)

	W		*T*		*W*×*T*	
	F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
基径相对增量	6.68	*P*<0.01	8.41	*P*<0.01	0.55	0.87
株高相对增量	0.68	0.58	0.72	0.59	1.28	0.27
地上生物量	16.99	*P*<0.01	1.78	0.20	5.90	*P*<0.01
地下生物量	19.67	*P*<0.01	1.82	0.19	2.22	*P*<0.05
总生物量	20.46	*P*<0.01	2.02	0.10	5.09	*P*<0.01
根冠比	1.78	0.20	0.46	0.76	1.11	0.38
总根长	0.42	0.74	3.91	0.03	1.36	0.23
根表面积	0.43	0.74	2.11	0.14	1.16	0.34
总根体积	0.39	0.76	4.69	0.02	1.12	0.38
比根长	34.48	*P*<0.01	0.12	0.97	0.86	0.59
根系直径	3.16	0.06	7.81	*P*<0.01	1.52	0.16
比表面积	25.82	*P*<0.01	0.58	0.69	1.02	0.45

注：*W*表示胁迫程度；*T*表示胁迫时间；*W*×*T*表示胁迫程度与胁迫时间的交互作用。



注：不同小写字母表示在同一干旱胁迫梯度不同时间处理下，红砂幼苗各指标差异显著(*P*<0.05)，不同大写字母表示在同一时间不同胁迫梯度处理下，红砂幼苗各指标差异显著(*P*<0.05)；*表示同一水分条件下复水处理后红砂幼苗各指标差异显著(*P*<0.05)，**表示极显著(*P*<0.01)；AD代表适宜水分处理，MD代表轻度胁迫处理，SD代表中度胁迫处理，VSD代表重度胁迫处理。下同。

图1　不同干旱胁迫下红砂幼苗基径和株高相对增量变化特征

Fig. 1　Variation characteristics of relative increment of base diameter and plant height of *Reaumuria soongorica* seedlings under different drought stress

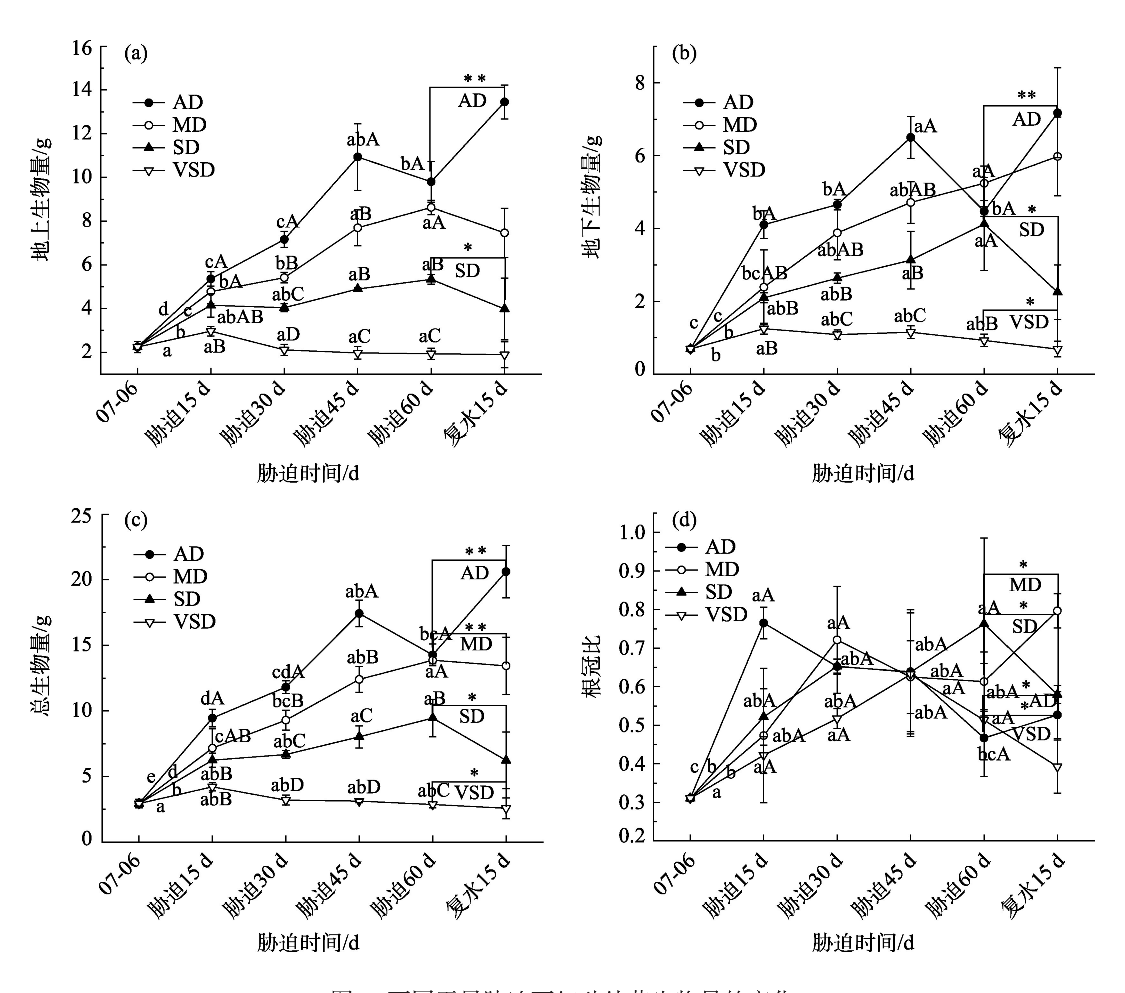


图2　不同干旱胁迫下红砂幼苗生物量的变化

Fig. 2　Changes in biomass of *Reaumuria soongorica* seedlings under different drought stress

势，而持续干旱胁迫下(60 d)红砂幼苗地上、地下和总生物量显著减小，较本底值分别减小13.73%、25.34%和2.46%，表明红砂幼苗在适度干旱胁迫下随时间的变化，红砂幼苗地上、地下和总生物量会

出现持续的积累现象，而在重度胁迫下红砂生长受到抑制。整个胁迫处理期间在重度胁迫处理下红砂幼苗根冠比整体小于轻度和中度胁迫处理，在胁迫到45 d时达到最高，较本底值增加103.45%，适宜水分和轻度胁迫处理根冠比分别在胁迫15 d和30 d达到最大值。

复水后，在各胁迫处理下总生物量与根冠比均有显著影响（$P<0.05$），红砂幼苗地上、地下和总生物量大小均表现为AD>MD>SD>VSD，且各胁迫处理下地上、地下和总生物量均有所减少，表明持续干旱胁迫复水后红砂幼苗并未恢复。与适宜水分相比，中度和重度胁迫处理下地上、地下和总生物量及根冠比均呈现减小，且重度胁迫处理下最小。

2.3 干旱-复水条件下红砂幼苗根系形态变化特征

胁迫程度对红砂幼苗比根长和比表面积影响极显著（$P<0.01$）；胁迫时间对红砂幼苗根系直径影响极显著（$P<0.01$），对其总根长和总根体积影响显著（$P<0.05$）（表1）。由图3可知，重度胁迫处理下红

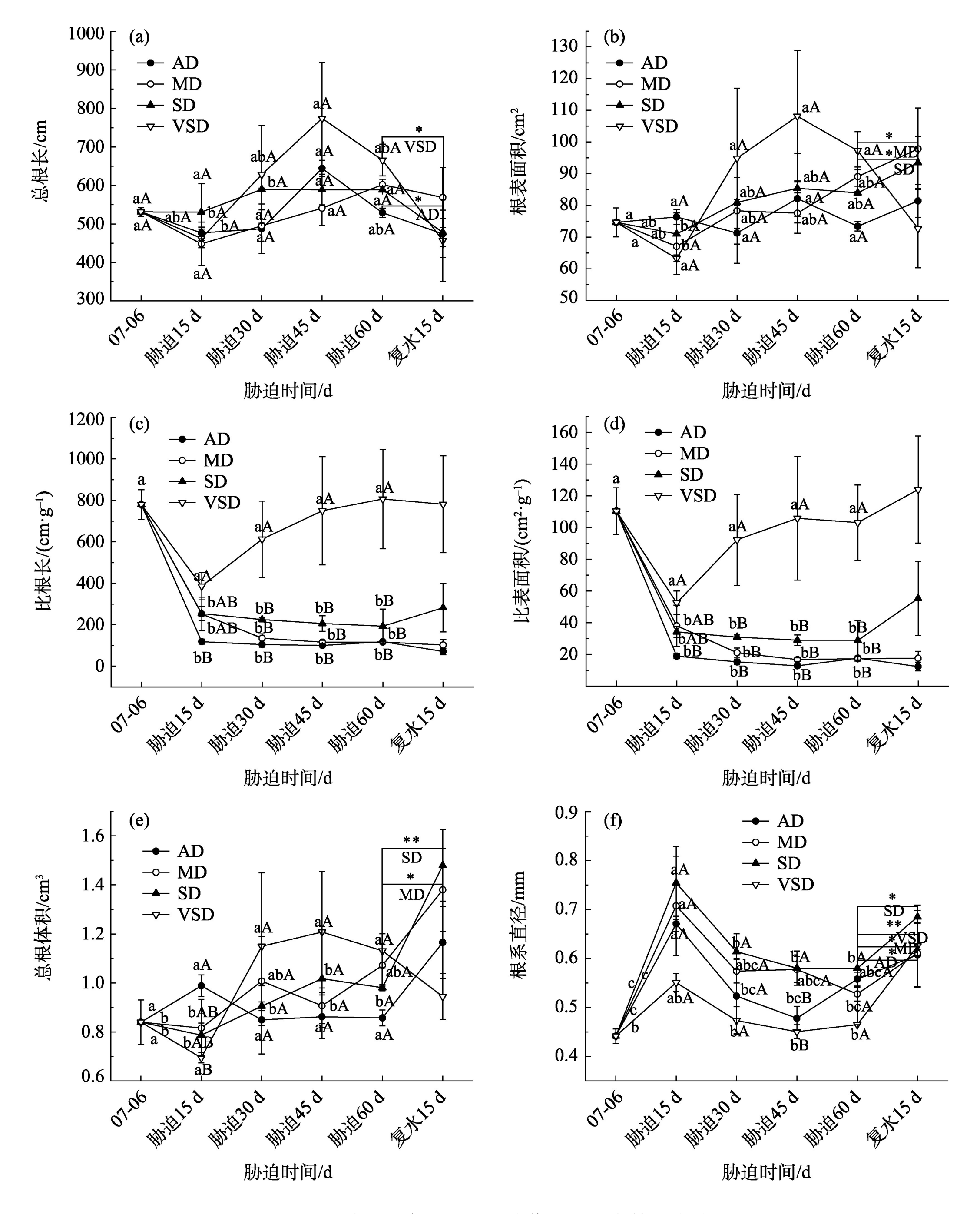


图3　不同干旱胁迫下红砂幼苗根系形态特征变化

Fig. 3　Root morphological characteristics of *Reaumuria soongorica* seedlings under different drought stress

砂幼苗总根长、根表面积、总根体积和比表面积随胁迫时间变化整体呈现先减小后增加再减小的趋势;胁迫到15 d时,轻度、中度和重度胁迫处理下总根长、根表面积和总根体积小于本底值,在30～60 d胁迫过程中,重度胁迫处理下总根长、根表面积和总根体积均大于其他胁迫处理,且胁迫到45 d时达到最大值,较本底值分别增加45.74%、44.83%和43.83%;胁迫到60 d时,轻度、中度和重度胁迫处理下总根长、根表面积和总根体积均高于适宜水分处理。随胁迫时间增加各处理比根长均表现为:VSD>SD>MD>AD,重度胁迫处理下比根长呈现先减小后增加的趋势,且在胁迫15 d时为最小,较本底值减小50.47%;各处理下根系直径整体呈现先增加后减小的趋势,在胁迫15 d达到最大值,较本底值分别增加51.82%、60.16%、70.76%和24.71%,胁迫期间重度胁迫处理下根系直径最小。

复水后,重度胁迫处理下总根长和根系直径有显著影响($P<0.05$),且总根长、根表面积和总根体积均未得以恢复生长,但其直径有所增加;而轻度、中度及适宜水分条件下红砂幼苗根表面积及根直径均所有增加。

3 讨 论

3.1 干旱-复水对红砂幼苗基径和株高相对增量的影响

基径和株高是植物体重要的生长指标,其相对增量反映了植物间断性生长状况及植物对环境变化的适应策略[22-23]。本研究发现,重度胁迫处理下红砂幼苗基径和相对增量均小于适宜水分处理,中度和重度胁迫处理下株高相对增量均小于适宜水分处理,即干旱胁迫环境使得植株生长减缓,这可能是由于在水分亏缺和持续干旱胁迫影响下,红砂幼苗地上基径生长受到了抑制作用。这与姬慧娟等[24]对红皮柳(*Salix sinopurpurea*)的研究结果相一致。复水后,中度和重度胁迫处理下幼苗基径和株高相对增量均高于适宜水分处理,即在相对严重的持续干旱胁迫下复水后促使红砂幼苗地上部分生长,这与葛晋纲等[25]对干旱胁迫下高羊茅(*Festuca elata*)和钝叶草(*Stenotaphrum helferi*)的研究结果相一致,即在严重干旱胁迫条件下植物根系纵深生长,复水后其光合作用能力加强,地上部分生长得以恢复,植物表现出较强的恢复能力。

3.2 干旱-复水对红砂幼苗生物量及根冠比的影响

生物量分配策略是植物对环境响应的重要表现形式,植物通过调节自身地上和地下生物量来适应环境变化[26],根冠比作为植物体重要的生长状态指标之一,其变化反映了植物体对土壤水分的利用情况[27-30]。本研究发现,在各胁迫处理下红砂幼苗地上、地下和总生物量随胁迫时间变化整体表现为:AD>MD>SD>VSD,复水后生物量变化规律与复水之前表现一致。这与单立山等[29]对土壤水分胁迫下红砂幼苗生长的研究结果相一致,即干旱胁迫会使得红砂幼苗光合作用能力减弱,从而导致地上、地下和总生物量减少。同时研究发现,在适宜水分、轻度和重度胁迫处理下红砂幼苗根冠比呈现先增大后减小的趋势,分别在胁迫15 d、30 d、45 d达到最大,中度胁迫处理下红砂幼苗根冠比呈现增加的趋势,而重度胁迫处理根冠比整体低于轻度和中度胁迫处理,复水后,中度和重度胁迫处理下红砂幼苗根冠比均减小,从而抑制了根的再生长,即在胁迫期间植物根系生长占优,复水后转变为冠层部分生长占优,这与何维明[31]对荒漠植物沙地柏(*Sabina vulgaris*)实生苗生长根冠补偿能力的研究结果相一致,即干旱胁迫复水后红砂幼苗并未恢复至正常水平。本研究也发现,各胁迫条件下红砂幼苗地上、地下和总生物量均有所减少,这与尉秋实等[32]对沙漠葳(*Chilopsis linearis*)的生长及生物量的分配特征的研究结果相一致,即植株在适度胁迫条件下会将较多的生物量分配到根系中以吸收水分。

3.3 干旱-复水对红砂幼苗根系形态变化的影响

根系是植物体对土壤水分和营养物质吸收的重要器官[33],其生长发育状况决定着植物吸收利用及传输水分和营养物质的能力[34],因此,植物根系对土壤水分环境的感受和反应极其敏感,总根长、根表面积、总根体积和根系直径等指标是衡量植物抗旱性的重要指标[35-37],受干旱胁迫影响植株体会将更多的资源向根系分配,使根系向深处生长而获得更多水分和养分[38-40]。本研究发现,中度和重度胁迫处理下红砂幼苗总根长、根表面积和总根体积呈现先减小后增加再减小的趋势,在胁迫30 d、45 d和60 d时,整体大于适宜水分处理;轻度和中度胁迫处理下比根长和比表面积呈现减小趋势,复水后,重度胁迫处理下红砂幼苗总根长变小,其余各项指标均增大,而重度胁迫处理下红砂幼苗总根

长、根表面积、比根长和根系直径均增大,说明干旱胁迫一段时间后能够促使红砂幼苗根系下扎向土层深处吸收水分,这与段桂芳等[40]对红砂幼苗生物量分配及生长的研究结果相一致,即植物在持续干旱胁迫条件下可通过增加根系在土壤中所占有的体积来提高水分供应,同时干旱胁迫又促使其根表面积和总根长增加,从而提高了植物耐旱能力。重度胁迫处理下比根长呈现先减小后增加的趋势,总根长、根表面积、比表面积和总根体积呈现先减小后增加再减小的趋势,根系直径呈现先增大后减小的趋势。另外,在整个胁迫期间各胁迫处理下比根长、比表面积均表现为VSD>SD>MD>AD,即重度胁迫处理下红砂幼苗比根长和比表面积较大,这与Pallardy等[41]对落叶被子植物幼苗对干旱的形态学适应的研究和单立山等[42]对红砂根系形态对土壤水分利用策略的研究结果相一致,说明干旱胁迫后期,重度干旱胁迫下植物根系通过比根长和比表面积的增大来优化其空间分布结构,从而使根系活力增强。各胁迫处理下根系直径随胁迫时间整体呈先增大后减小的趋势,且各胁迫阶段根系直径整体表现为:SD>MD>AD>VSD,即重度胁迫处理下根系直径均低于适宜水分处理,这与Pregitzer等[43]对糖槭(*Acer saccharum*)根系呼吸作用随根系直径和土壤深度变化的研究结果相一致,即根系直径越小其活力越高,因而使植株更加耐旱。复水后,各个胁迫处理下红砂幼苗根系直径均增大,而根长并没有增长,表明红砂幼苗复水后能得以恢复生长,是因根系直径的增大从而使其根系吸水面积增大,进而有利于土壤水分的吸收使植物得以恢复,这与魏清江等[44]对于干旱复水下柑橘(*Citrus reticulata*)根系直径减少的结论不一致,这可能是由于不同类型植物其抗旱恢复机制存在差异的原因。本文发现轻度和中度处理下复水,红砂幼苗比根长有所增加,与王世琪等[45]对建植当年柳枝稷根系比根长增加研究结果一致,表明适当干旱胁迫下复水红砂幼苗可通过比根长的增加以增加根系对水分的吸收能力从而恢复其生长的能力;本研究发现重度胁迫处理下复水其总根长、根表面积、总根体积均未得以恢复,与徐当会[46]对红砂在极端干旱条件下脱水复水后植物无法恢复生长的研究结果相一致,表明红砂幼苗在干旱复水后其根系的恢复生长存在阈值效应。

4 结 论

综上所述,干旱胁迫条件下红砂幼苗生物量和基径相对增量整体均降低,表明干旱胁迫环境使得红砂幼苗地上部分生长减缓;适度干旱胁迫使得红砂幼苗根冠比和根系直径整体减小,而总根长、根表面积和总根体积整体增加,表明适度干旱有助于其根系伸长生长,从而使植株表现出较强的抵抗能力。复水后,中度和重度胁迫处理下植株基径与株高的相对增量增加,总根长减小,表明中度和重度胁迫处理后复水其地上部分生长较快;而在重度胁迫处理下复水,其总根长、根表面积、总根体积和根冠比均有所减小,表明红砂幼苗复水后其根系的恢复生长存在阈值效应,而各胁迫处理下根系直径均增加,说明红砂幼苗在干旱胁迫后复水其通过根系吸水面积增大得以恢复生长,从而表现出较强的恢复能力。

参考文献(References)

[1] 夏振华, 陈亚宁, 朱成刚, 等. 干旱胁迫环境下的胡杨叶片气孔变化[J]. 干旱区研究, 2018, 35(5): 1111−1117. [Xia Zhenhua, Chen Yaning, Zhu Chenggang, et al. Stomatal change in leaves of *Populus euphratica* under drought stress[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(5): 1111−1117.]

[2] Dias P C, Araujo W L, Moraes G A, et al. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability [J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(12): 1639−1647.

[3] Guo W, Li B, Zhang X, et al. Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water stress[J]. Journal of Arid Environments, 2007, 69(3): 385−399.

[4] 黄海霞, 连转红, 王亮, 等. 裸果木渗透调节物质和抗氧化酶活性对干旱的响应[J]. 干旱区研究, 2020, 37(1): 227−235. [Huang Haixia, Lian Zhuanhong, Wang Liang, et al. Response of osmotic regulation substances and antioxidant enzyme activity in leaves of *Gymnocarpos przewalskii* to drought[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(1): 227−235.]

[5] 许令明, 曹昀, 汤思文, 等. 干旱胁迫及复水对花叶芦竹生理特性的影响[J]. 中国水土保持科学, 2020, 18(3): 59−66. [Xu Lingming, Cao Jun, Tang Siwen, et al. Effects of drought stress and rewatering on physiological characteristics of *Arundo donax* var. *versicolor*[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2020, 18(3): 59−66.]

[6] 段启英, 田野, 鄂晓伟, 等. 南方型黑杨生长和生理特性对持续干旱和复水响应的性别差异[J]. 生态学杂志, 2020, 39(7):

2140–2150. [Duan Qiying, Tian Ye, E Xiaowei, et al. Gender differences in response to persistent drought and rehydration by growth and physiological characteristics of southern type black poplar[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(7): 2140–2150.]

[7] 刘球, 吴际友, 李志辉. 干旱胁迫对植物叶片解剖结构影响研究进展[J]. 湖南林业科技, 2015, 42(3): 101–104. [Liu Qiu, Wu Jiyou, Li Zhihui. Research progress on leaf anatomical structures of plants under drought stress[J]. Hunan Forestry Science & Technology, 2015, 42(3): 101–104.]

[8] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 作物根系对干旱胁迫逆境的适应性研究进展[J]. 土壤与环境, 2002, 11(4): 430–433. [Zhu Weiqin, Wu Lianghuan, Tao Qinnan. Research progress on the adaptability of crop root system to drought stress[J]. Soil and Environmental Sciences, 2002, 11(4): 430–433.]

[9] 李文娆, 张岁岐, 丁圣彦, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系[J]. 生态学报, 2010, 30(19): 5140–5150. [Li Wenrao, Zhang Suiqi, Ding Shengyan, et al. Morphological changes of alfalfa roots under drought stress and their relationship with water use[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(19): 5140–5150.]

[10] 周欢欢. 干旱胁迫及复水对波叶金桂生理生化的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019. [Zhou Huanhuan. Effects of Drought Stress and Rewatering on Physiological Characteristics of Osmanthus Fragrans 'Boyejingui'[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2019.]

[11] 王宁, 袁美丽, 陈浩, 等. 干旱胁迫及复水对入侵植物节节麦幼苗生长及生理特性的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(1): 70–78. [Wang Ning, Yuan Meili, Chen Hao, et al. Effects of drought stress and rewatering on growth and physiological characteristics of invasive *Aegilops tauschii* seedlings[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2019, 28(1): 70–78.]

[12] 郝卫平. 干旱复水对玉米水分利用效率及补偿效应影响研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013. [Hao Weiping. Influence of Water Stress and Rewatering on Maize WUE and Compensation Effects[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013.]

[13] 种培芳, 苏世平, 李毅, 等. 不同地理种源红砂幼苗对PEG胁迫的生理响应[J]. 草业学报, 2013, 22(1): 183–192. [Chong Peifang, Su Shiping, Li Yi, et al. Physiological responses to PEG stress of *Reaumuria soongorica* seedlings from different geographical origins[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(1): 183–192.]

[14] 周健华, 王迎春, 石松利. 长叶红砂主要水分参数随季节和生境的变化[J]. 应用生态学报, 2009, 20(11): 2624–2631. [Zhou Jianhua, Wang Yingchun, Shi Songli. Seasonal changes of main water parameters of *Reaumuria trigyna* in different habitats[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(11): 2624–2631.]

[15] 王维睿, 苏世平, 李毅, 等. 6个地理种群红砂(*Reaumuria soongorica*)叶片生态解剖特征及抗旱性评价[J]. 中国沙漠, 2015, 35(4): 895–900. [Wang Weirui, Su Shiping, Li Yi, et al. Comparison in leaf eco-anatomical characteristics and drought resistance of six *Reaumuria soongocica* populations[J]. Journal of Desert Research, 2015, 35(4): 895–900.]

[16] 左利萍. 水分梯度下不同地理种群红砂耐旱性研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2008. [Zuo Liping. Drought Resistance of *Reaumuria soongocica* of Different Geographical Populations under Water Gradient[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2008.]

[17] 种培芳, 詹瑾, 贾向阳, 等. 模拟CO_2浓度升高及降雨变化对荒漠灌木红砂光合及生长的影响[J]. 农业科学, 2018, 54(9): 27–37. [Chong Peifang, Zhan Jin, Jia Xiangyang, et al. Influences of elevated CO_2 and precipitation regimes on photosynthesis and growth of desert shrub *Reaumuria soongarica*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2018, 54(9): 27–37.]

[18] 白亚梅, 李毅, 单立山, 等. 降水变化和氮添加对红砂幼苗根系形态特征的影响[J]. 干旱区研究, 2020, 37(5): 1284–1292. [Bai Yamei, Li Yi, Shan Lishan, et al. Effects of precipitation change and nitrogen addition on root morphological characteristics of *Reaumuria soongorica*[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(5): 1284–1292.]

[19] 马茂华, 孔令韶. 新疆呼图壁绿洲边缘的琵琶柴生物生态学特性研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(3): 237–244. [Ma Maohua, Kong Lingshao. The Bio-ecological characteristics of *Reaumuria soongorica* on the border of oasis at hutubi Xinjiang[J] Acta Phytoecologica Sinica, 1998, 22(3): 237–244.]

[20] 种培芳, 李毅, 苏世平, 等. 红砂3个地理种群的光合特性及其影响因素[J]. 生态学报, 2010, 30(4): 914–922. [Chong Peifang, Li Yi, Su Shiping, et al. Photosynthetic characteristics and their effect factors of *Reaumuria soongorica* on three geographical populations[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(4): 914–922.]

[21] 周生荟, 刘玉冰, 谭会娟, 等. 荒漠植物红砂在持续干旱胁迫下的光保护机制研究[J]. 中国沙漠, 2010, 30(1): 69–73. [Zhou Shenghui, Liu Yubing, Tan Huijuan, et al. The photoprotective mechanism of desert plant *Reaumuria soogorica* under progressive soil drying[J]. Journal of Desert Research, 2010, 30(1): 69–73.]

[22] 刘玉冰. 荒漠复苏植物红砂抗旱机理的生理生态学特性研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2006. [Liu Yubing. Studies on Ecophysiological Characteristics of Desiccation-tolerant Mechanism in Desert Resurrection Plant *Reaumuria soongorica*[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2006.]

[23] 黄培祐, 聂湘萍, 周建民, 等. 准噶尔盆地中部琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)群落的生境研究[J]. 新疆大学学报(自然科学版), 1988, 14(3): 66–71. [Huang Peiyou, Nie Xiangping, Zhou Jianmin, et al. Habitat study of *Reaumuria soongorica* community in central Junggar Basin[J]. Journal of Xinjiang University(Natural Science Edition), 1988, 14(3): 66–71.]

[24] 姬慧娟, 贾会霞, 章小铃, 等. 干旱胁迫对红皮柳光合特性日变化及生长的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, 40(6): 41–46. [Ji Huijuan, Jia Huixia, Zhang Xiaoling, et al. [Effect of drought stress on photosynthetic diurnal course and growth of *Salix purpurea*[J]. Journal of Nanjing Forestry University(Natural Sciences Edition), 2016, 40(6): 41–46.]

[25] 葛晋纲. 高羊茅和钝叶草对干旱胁迫的适应性及生理响应[D]. 南京: 南京农业大学, 2004. [Ge Jingang. Adaptability and Physiological Response of Tall Fescue and Blunt Leaf Grass to Drought Stress[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2004.]

[26] 潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 等. 不同光照和水分下三叶鬼针草与本地种金盏银盘生长特征的比较研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(5): 489−496. [Pan Yumei, Tang Saichun, Wei Chunqiang, et al. Comparison of growth traits between invasive species *Bidens pilosa* and its indigenous congener *B. biternata* under different light and water conditions[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2012, 20(5): 489−496.]

[27] Claridge K, Franklin S B. Compensation and plasticity in an invasive plant species [J]. Biological Invasions, 2002, 4(4): 339−347.

[28] 蔡丽艳. 植物形态结构与抗旱性[J]. 内蒙古林业调查设计, 2016, 39(6): 115−116, 99. [Cai Liyan. Plant morphological structure and drought resistance[J]. Inner Mongolia Forestry Investigation and Design, 2016, 39(6): 115−116, 99.]

[29] 单立山, 李毅, 石万里, 等. 土壤水分胁迫对红砂幼苗生长和渗透调节物质的影响[J]. 水土保持通报, 2015, 35(6): 106−109. [Shan Lishan, Li Yi, Shi Wanli, et al. Effects of dehydration stress on growth of *Reaumuria soongorica* seedlings and regulation of osmotic substances[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2015, 35(6): 106−109.]

[30] 刘长利, 王文全, 崔俊茹, 等. 干旱胁迫对甘草光合特性与生物量分配的影响[J]. 中国沙漠, 2006, 26(1): 142−145. [Liu Changli, Wang Wenquan, Cui Junru, et al. Effects of drought stress on photosynthesis characteristics and biomass allocation of *glycyrrhiza uralensis*[J]. Journal of Desert Research, 2006, 26(1): 142−145.]

[31] 何维明. 水分因素对沙地柏实生苗水分和生长特征的影响[J]. 植物生态学报, 2001, 47(1): 11−16. [He Weiming. Effects of water factor on hydraulic and growth characteristics of *Sabian vulgaris* seedlings[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001, 47(1): 11−16.]

[32] 尉秋实, 赵明, 李昌龙, 等. 不同土壤水分胁迫下沙漠葳的生长及生物量的分配特征[J]. 生态学杂志, 2006, 25(1): 7−12. [Wei Qiushi, Zhao Ming, Li Changlong, et al. The growth and biomass distribution characteristics of desert flourish under different soil water stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(1): 7−12.]

[33] 丁红, 张智猛, 戴良香, 等. 干旱胁迫对花生根系生长发育和生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1586−1592. [Ding Hong, Zhang Zhimeng, Dai Liangxiang, et al. Effects of drought stress on the root growth and development and physiological characteristics of peanut[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(6): 1586−1592.]

[34] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. Plant physiology, 1995, 109(1): 7−13.

[35] 黎燕琼, 郑绍伟, 陈泓, 等. 林木抗旱性研究及其进展[J]. 世界林业研究, 2007, 20(1): 10−15. [Li Yanqiong, Zheng Shaowei, Chen Hong, et al. Review and progress of drought-resistence of tree species[J]. World Forestry Research, 2007, 20(1): 10−15.]

[36] 季孔庶, 孙志勇, 方彦. 林木抗旱性研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2006, 49(6): 123−128. [Ji Kongshu, Sun Zhiyong, Fang Yan. Research advance on the drought resistant in forest[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2006, 49(6): 123−128.]

[37] 陈雅君, 冯淑华, 陈桂芬. 植物抗旱性鉴定指标的研究现状与进展[J]. 中国林副特产, 2005, 20(6): 62−63. [Chen Yajun, Feng Shuhua, Chen Guifen. Research status and progress of plant drought resistance identification indicators [J]. Forest By-Product and Speciality in China, 2005, 20(6): 62−63.]

[38] 程媛媛, 苏孝良. 植物抗旱机制研究进展[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2014, 32(1): 113−120. [Cheng Yuanyuan, Su Xiaoliang. Research progress on plant drought resistance mechanism [J]. Journal of Guizhou Normal University(Natural Sciences), 2014, 32(1): 113−120.]

[39] 陈红, 冯云, 周建梅, 等. 植物根系生物学研究进展[J]. 世界林业研究, 2013, 26(5): 25−29. [Chen Hong, Feng Yun, Zhou Jianmei, et al. Research advance of plant root biology[J]. World Forestry Research, 2013, 26(5): 25−29.]

[40] 段桂芳, 单立山, 李毅, 等. 降水格局变化对红砂幼苗生长的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(20): 6457−6464. [Duan Guifang, Shan Lishan, Li Yi, et al. Effects of changing precipitation patterns on seedling growth of *Reaumuria soongorica*[J] Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(20): 6457−6464.]

[41] Pallardy S G, Rhoads J L. Morphological adaptations to drought in seedling of deciduous angiosperms[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1993, 23(9): 1766−1774.

[42] 单立山, 李毅, 段雅楠, 等. 红砂幼苗根系形态特征和水分利用效率对土壤水分变化的响应[J]. 西北植物学报, 2014, 34(6): 1198−1205. [Shan Lishan, Li Yi, Duan Yanan, et al. Response of root morphology and water use efficiency of *Reaumuria soongorica* to soil water change[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(6): 1198−1205.]

[43] Pregitzer K S, Laskowski M J, Burton A J, et al. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth[J]. Tree Physiology, 1998, 18(10): 665−670.

[44] 魏清江, 冯芳芳, 马张正, 等. 干旱复水对柑橘幼苗叶片光合、叶绿素荧光和根系构型的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(8): 2485−2492. [Wei Qingjiang, Feng Fangfang, Ma Zhangzheng, et al. Effects of drought and rewatering on leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and root architecture of citrus seedlings[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(8): 2485−2492.]

[45] 王世琪, 刘金彪, 康继月, 等. 水分和磷处理对建植当年柳枝稷根系生长和形态特征的影响[J]. 草业科学, 2019, 36(8): 2096−2104. [Wang Shiqi, Liu Jinbiao, Kang Jiyue, et al. Effects of water and phosphorus on root growth and morphological characteristics of switchgrass in the establishment year[J]. Pratacultural Science,

2019, 36(8): 2096-2104.]

[46] 徐当会. 红砂和柠条脱水复水过程中的生理生态特性研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2007. [Xu Danghui. Study on Ecophysiological Characteristics of *Reaumuria soongorica* and *Caraguna korshinskii* During Dehydration and Rehydration[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2007.]

Response of growth and root morphological characteristics of *Reaumuria soongorica* seedlings to drought-rehydration

YANG Biaosheng, SHAN Lishan, MA Jing, XIE Tingting, YANG Jie, WEI Changlin

(College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: Plant adaptation to drought includes drought resistance during drought stress and recovery after rehydration following drought stress. Therefore, it is essential to understand the physiological mechanism of plant drought resistance by studying changes in seedling growth and root morphological characteristics under drought and rehydration conditions. In this experiment, drought stress and rehydration were emulated by controlling the soil moisture of potted plants. The basal diameter, plant height, biomass, and root morphological indices of *Reaumuria soongorica* seedlings under drought-rehydration conditions were determined, and the responses of their growth, biomass distribution, and root morphological characteristics to drought-rehydration were analyzed. Compared with the appropriate water content, the relative increment of basal diameter and plant height, the aboveground, underground, and total biomass of *R. soongorica* seedlings were significantly reduced under drought stress ($P<0.01$). The relative increment of the basal diameter of *R. soongorica* seedlings under drought stress showed a decreasing trend with time. The relative increments of the basal diameter and plant height of *R. soongorica* seedlings were larger under moderate and severe stress after rehydration, which indicated that the aboveground part of *R. soongorica* seedlings grew faster after rehydration under severe drought stress. Additionally, compared with the suitable water, the specific root length of *R. soongorica* seedlings increased significantly under drought stress ($P<0.01$), indicating that *R. soongorica* seedlings could adapt to drought stress by elongating their roots. After rehydration, the total root length, root surface area, and total root volume of *R. soongorica* seedlings decreased, while the root diameter of *R. soongorica* seedlings increased ($P<0.01$), indicating that the root resilience of *R. soongorica* seedlings was weakened under severe stress. In summary, during drought stress, *R. soongorica* seedlings responded to the stress environment by accelerating the growth of their basal diameter and roots and storing more substances, showing stronger resistance. After rehydration, *R. soongorica* seedlings were restored by accelerating the growth of their overground parts and increasing root diameter and specific root length, which was helpful to improve their strong recovery ability.

Keywords: *Reaumuria soongorica*; drought stress; rehydration; growing development; root morphology